

УДК 581.1

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА СФАГНОВЫХ МХОВ НА ПРИМЕРЕ *Sphagnum papillosum* Lindb.

© 2024 г. А. К. Штанг^{а,*}, Т. И. Пономарева^а, Д. А. Шпанов^а

^аФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: a_shtang@inbox.ru

Поступила в редакцию 04.03.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 16.05.2024 г.

Авторами изучено содержание фотосинтетических пигментов и их соотношение в теплый период года (май–октябрь) и в период с устойчивым снежным покровом (апрель) у сфагнового мха *Sphagnum papillosum* Lindb. на олиготрофном болотном массиве в Архангельской области. Содержание фотосинтетических пигментов уменьшалось от мая к июлю, достигая минимума, а затем вновь возрастало к осени. Содержание пигментов в тканях мха под снегом было сравнимо с июльским минимумом. На основании результатов факторного и кластерного анализов было выдвинуто предположение, что пигментный комплекс *S. papillosum* в первой половине вегетации адаптирован к высокой инсоляции и длинному фотопериоду, что отражают такие показатели как соотношение хлорофиллов *a/b* и доля хлорофиллов в светособирающем комплексе. Кроме того, в ходе вегетации, по-видимому, происходит адаптация пигментного комплекса к условиям увлажнения, зависящим от выпадения атмосферных осадков, особенно в период летнего понижения уровня болотных вод, что отражает соотношение Хл/Кар.

Ключевые слова: *Sphagnum papillosum*, каротиноиды, мохообразные, олиготрофные болота, сезонная динамика, хлорофилл

DOI: 10.31857/S0015330324060101, EDN: LWFPLT

ВВЕДЕНИЕ

Продуктивность — результат всех биохимических процессов растения, но в первую очередь этот показатель основывается на фотосинтезе. Ключевым компонентом фотосинтетического процесса являются пигменты пластид. Информация о содержании фотосинтетических пигментов в растениях применяется исследователями для изучения продукционных процессов через расчет таких показателей как хлорофильный индекс и хлорофильный фотосинтетический потенциал [1]. Состав пластидных пигментов у мохообразных не отличается от такового у сосудистых растений: хлорофиллы *a* и *b* и антенные пигменты — каротиноиды. Несмотря на сходство строения пигментного комплекса мохообразных и сосудистых растений, состав пластидных хлорофилл-белковых комплексов у бриофитов уникален [2]. Кроме того, существенные анатомические отличия мхов от сосудистых растений и их пойкилогидрическая природа [3] позволяют предположить, что существующие сведения о пигментном аппарате сосудистых растений не вполне применимы к мохообразным.

Мохообразные, относящиеся к роду *Sphagnum*, заметно отличаются от прочих бриофитов, как внешне, так и по своей экологии, становясь особенно заметными невооруженным глазом в роли эдификаторов болотных экосистем. Практическое применение мохообразных ассоциируется, в первую очередь, именно со сфагновыми мхами. Известно, что сфагнум традиционно использовался народами мира в качестве влагоудерживающего и воздухопроницаемого материала для изготовления пеленок и повязок для ран, при этом предпочтительнее были, судя по имеющимся сведениям, виды секции *Sphagnum* [3]. Современные исследования подтверждают эффективность использования мохообразных секции *Sphagnum* (таких как *S. papillosum* и *S. magellanicum*) в медицинских целях [4]. В настоящее время сфагновые мхи используются, в основном, для приготовления субстратов для выращивания растений, которым виды секции *Sphagnum*, благодаря вышеперечисленным свойствам, могут придавать необходимую структуру и пористость. Это делает сфагновые мхи перспективным объектом болотного земледелия,

а значит — актуализирует изучение их эколого-физиологических особенностей [5]. В достаточно обширном перечне современных статей в качестве предмета исследования рассматриваются рост и продуктивность сфагновых мхов [6, 7], тогда как исследования, посвященные конкретно фотосинтетическим пигментам сфагновых мхов европейской части России, немногочисленны [8, 9], и лишь малая их часть посвящена изменениям, происходящим в пигментном комплексе мхов с течением времени в меняющихся условиях среды [10, 11]. Еще меньше исследователей уделяют внимание физиологическим изменениям, происходящим в период устойчивого снежного покрова [12], несмотря на то, что существуют свидетельства наличия ростовых процессов у сфагнума в зимнее время [6].

Частым объектом исследований, посвященных теме “sphagnum farming”, является мезо-олиготрофный гигрофитный вид *S. papillosum*, широко распространенный в таежной зоне Северного полушария [13]. *Sphagnum papillosum* характеризуется крупными размерами гиалиновых клеток, побегов и капюшоновидных, сильно вогнутых веточных листьев, обеспечивающих одновременно влагоемкость и воздухоемкость общей массы моховой дернины, хотя этот вид и уступает по водоудерживающей способности родственному виду *S. magellanicum*. Средняя продуктивность *S. papillosum* при искусственном выращивании довольно высока и составляет 3.6 т/га в г., что сравнимо с показателями высокопродуктивного вида *S. palustre* (3.4–6.8 т/га в г.) [14, 15]. Мощные, со вздутыми веточками буровато-коричневые побеги *S. papillosum* хорошо идентифицируются в полевых условиях в пределах местообитаний этого вида, к которым относятся мочажины и берега озерков олиготрофных болот, гряды аапа-болот, а также участки осоково-сфагновых болот [16, 17]. Стоит упомянуть, что узнаваемость вида без использования оптических приборов и формирование им достаточно крупных популяций крайне важны при проведении эколого-физиологических исследований мохообразных, поскольку снижают вероятность ошибочного определения вида при массовом отборе растительного материала и позволяют получать необходимые объемы навесок для последующего лабораторного анализа. Исходя из вышеперечисленного, в качестве объекта исследования был выбран *Sphagnum papillosum* Lindb. — представитель секции *Sphagnum*.

Целью работы является характеристика сезонной динамики пигментного комплекса сфагновых мхов на примере вида *S. papillosum*. Для достижения поставленной цели определяли концентрации и соотношения фотосинтетических пигментов в ходе вегетации мхов (с мая по октябрь) и в период устойчивого снежного покро-

ва (апрель). Гипотеза исследования заключается в двух положениях: 1) наибольшему прессингу пигментный комплекс сфагновых мхов подвержен в жаркий период лета с низким уровнем болотных вод, а также под снегом, в холодное время года; 2) благоприятные условия для функционирования пигментного комплекса приходится на начало вегетационного сезона и на осень, когда температура воздуха невысока, а уровень болотных вод достаточно близок к поверхности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Исследование проводили в Приморском районе Архангельской области на Иласском болотном массиве олиготрофного типа (N 64°19'43", E 40°36'45"), состоящем из комплексов, сформированных грядами, мочажинами и озерками. Данные о климате и погоде района проведения исследования были получены с сайтов <https://www.pogodaiklimat.ru/>, <http://www.sevmeteo.ru/>, <http://meteo.ru/> (по метеостанции “Архангельск”), а также <http://www.worldclimateguide.co.uk/>. Отбор побегов *S. papillosum* для проведения лабораторных исследований осуществляли в крупной популяции этого вида, локализованной в центральной части грядово-мочажинного комплекса по краю шейхцериево-сфагновой мочажины, прилегающей к невысокой гряде с высоким проективным покрытием сфагнов, а также вереском и багульником на кочках.

Методы определения фотосинтетических пигментов. Пробы для определения содержания фотосинтетических пигментов отбирали один раз в месяц в период с мая по октябрь 2021 г. В день отбора проб замеряли уровень болотных вод в гидрологическом колодце, расположенном на гряде вблизи пробной площади. Дополнительно мох отбирали в начале апреля 2022 г. Из светло-коричневых неразложившихся частей побегов (визуально определяемых как живые) формировали смешанную пробу путем измельчения и перемешивания мха, после чего проводили экстракцию 80% ацетоном с дальнейшим определением концентрации хлорофиллов и каротиноидов в вытяжке на спектрофотометре UV-1800 (“Shimadzu”, Япония), при 3-кратной биологической и аналитической повторности. Параллельно с экстракцией пигментов в двухкратной повторности было определено содержание воды в анализируемых побегах мхов путем высушивания в сушильном шкафу до постоянной массы. Извлеченные из-под снега в апреле, вмерзшие в лед побеги мхов размораживали без доступа света, после чего из них извлекали пигменты тем же способом. Расчет концентрации пигментов производили по формулам, предложенным Lichtenthaler (для 80% ацетона) [18]. Со-

держание пигментов пересчитывали на сухую массу растительного материала. Помимо концентраций пигментов рассчитывали их соотношения и долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их общего количества, исходя из предположения о том, что весь хлорофилл *b* находится в ССК ФСII, соотношение хлорофиллов *a/b* в котором составляет 1.2 [18].

Статистический анализ. Для статистического анализа полученных данных использовали усредненные значения температуры воздуха за 10-дневный период, предшествовавший дню отбора проб, и суммарное количество осадков за тот же период [19]. Все необходимые вычисления, включая расчет элементов описательной статистики (среднее арифметическое и стандартное отклонение), проводили в программе Microsoft Excel 2010. Сравнение выборок, кластерный и факторный анализ полученных данных осуществляли в программе SPSS 11. Первичные полученные данные формируют малые выборки, не поддающиеся нормальному распределению, поэтому для их сравнения был выбран непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (при $P < 0.05$). Апостериорные сравнения проводили с применением непараметрического критерия U Манна-Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Применение поправки Бонферрони, корректирующей уровень статистической значимости рассчитываемого критерия, связано с необходимостью избежать совершения ошибки первого рода при анализе малых выборок [20]. Для определения факторов, характеризующих связь между параметрами пигментного комплекса и микроклиматическими условиями, применяли факторный анализ с использованием метода главных компонент [20]. Для объединения в группы ежемесячных данных по параметрам пигментного комплекса использовали иерархический кластерный анализ с измерением расстояния методом квадрата Евклидова расстояния. Данные, анализируемые с помощью кластерного анализа, из-за разности в шкалах измерения, приводили к единой *z*-шкале [20]. Первичные данные по содержанию пигментов, полученные в апреле, использовали только для сравнения с результатами по другим месяцам, и не включали в прочие статистические анализы, за исключением кластерного анализа соотношения хлорофиллов *a/b* и доли хлорофилла в ССК, в котором не задействованы микроклиматические параметры.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика условий произрастания Sphagnum papillosum

В начале вегетационного сезона (май-июнь) 2021 г. среднемесячная температура воздуха заметно превысила среднемноголетние значения,

кроме того, количество выпавших в мае осадков оказалось выше нормы. В оставшиеся летние месяцы (июль-август) среднемесячная температура была приближена к среднемноголетним значениям, однако количество осадков, выпавших за месяц, вплоть до сентября было ниже нормы. Сентябрь оказался единственным месяцем за рассматриваемый период, когда среднемесячная температура оказалась ниже среднемноголетнего значения. Средняя температура октября 2021 г. была выше среднемноголетнего значения, а количество осадков, выпавших за этот месяц, соответствовало норме. Число дней с осадками за каждый месяц было значительно ниже среднемноголетнего числа дней с осадками. Уровень болотных вод (УБВ) на исследуемой территории демонстрирует тенденцию к снижению от мая к августу, месяцу с минимальным УБВ (–35.8 см), и дальнейшее увеличение к октябрю. В начале и в конце вегетационного сезона УБВ был примерно одинаков и составил –14.7 см в мае и –13 см в октябре (рис. 1).

Погода в мае 2021 г. была неустойчивой, контрастной, с нередкими обильными осадками. Во второй декаде месяца, в период отбора проб дневная температура достигала +30°C, перед отбором выпало значительное количество осадков. Июнь был жарким (до +33°C), осадки в первой половине месяца практически отсутствовали, ночью температура опускалась до –4°C. В первой половине июля сохранялась жаркая и сухая погода (до +33°C днем, до +17°C в ночные часы), но во второй декаде шли кратковременные дожди. К концу третьей декады августа наступило похолодание до +16°C днем и до –4°C ночью, осадки выпадали периодически. Третья декада сентября была теплой и сухой (днем до +12°C, ночью до –5°C), с небольшим количеством осадков. Во второй декаде октября осадки стали регулярными, температура воздуха днем достигала +8°C, ночью –2°C.

Объединение диаграмм, отражающих среднесуточные температуры воздуха и суммы осадков, позволяет отметить на получившемся графике сочетание периодов с высокой среднесуточной температурой и довольно продолжительных периодов с малым или нулевым количеством осадков, распределенных неравномерно в ходе вегетационного сезона 2021 г. (рис. 2).

Гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова (показатель влагообеспеченности территории), рассчитанный за период с мая по октябрь 2021 г., составил 1.09, что характеризует условия как слабо засушливые [21].

Содержание воды в образцах сфагнового мха, непосредственно зависящее от условий произрастания в конкретный момент времени, за период проведения исследования изменялось от 86 до 91%. В период с июня по август содержание

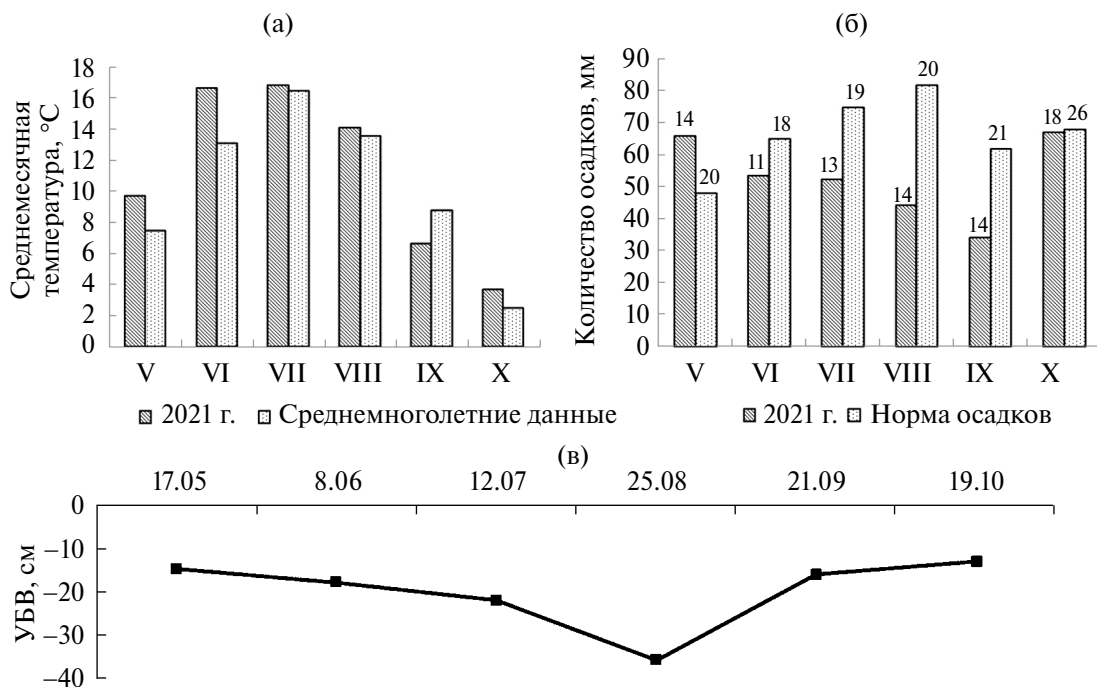


Рис. 1. Гидрометеорологическая характеристика условий произрастания *Sphagnum papillosum* в период с мая по октябрь: (а) — среднемесячная температура воздуха в 2021 г. и согласно среднемноголетним данным; (б) — количество осадков по месяцам в 2021 г. и согласно норме осадков; (в) — уровень болотных вод в 2021 г. Числа над диаграммой количества осадков означают фактическое число дней с осадками (для 2021 г.) и среднемноголетнее число дней с осадками (для нормы осадков).



Рис. 2. Динамика суммы осадков и среднесуточной температуры воздуха на Иласском болотном массиве в мае-октябре 2021 г.

воды в побегах было ниже 90%. В мае, сентябре-октябре и в апреле, содержание воды составило 90–91% (табл. 1).

Содержание и соотношения фотосинтетических пигментов

Концентрация хлорофиллов в живых тканях *S. papillosum*, на протяжении всего периода исследования составляла, в среднем, от 0.14 до 0.63 мг/г, а концентрация каротиноидов в этот же период изменялась от 0.07 до 0.31 мг/г. Значительная доля фотосинтетического пигментно-

го комплекса *S. papillosum* представлена хлорофиллом *a* (36–48%) и каротиноидами (30–39%). На долю хлорофилла *b* приходится 19–28% пула фотосинтетических пигментов. Статистически значимые различия в содержании хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов по месяцам обнаружены между значениями июля (минимальная концентрация) и октября (максимальная концентрация) (табл. 1). Соотношение хлорофиллов *a/b* на протяжении всего эксперимента находилось в диапазоне от 1.34 до 2.24, статистически значимых различий по этому показателю по месяцам

Таблица 1. Концентрация фотосинтетических пигментов и их соотношения в тканях мха *S. papillosum*

Дата отбора	Хл <i>a</i> , мг/г сухой массы	Хл <i>b</i> , мг/г сухой массы	Хл (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сухой массы	Кар, мг/г сухой массы	Хл <i>a/b</i>	Хл/Кар	ССК, %	Содержание воды в побегах мха, %
17.05.21	0.33 ± 0.12	0.16 ± 0.05	0.49 ± 0.17	0.22 ± 0.07	2.12 ± 0.15	2.17 ± 0.12	71 ± 3.3	90
8.06.21	0.20 ± 0.02	0.09 ± 0.004	0.29 ± 0.03	0.17 ± 0.01	2.18 ± 0.15	1.74 ± 0.02	69 ± 3.2	87
12.07.21	0.09 ± 0.04	0.04 ± 0.01	0.14 ± 0.05	0.07 ± 0.02	2.24 ± 0.29	1.96 ± 0.15	68 ± 6.1	86
25.08.21	0.10 ± 0.01	0.07 ± 0.005	0.17 ± 0.02	0.09 ± 0.01	1.54 ± 0.06	1.80 ± 0.05	87 ± 2.1	88
21.09.21	0.16 ± 0.04	0.10 ± 0.02	0.25 ± 0.06	0.16 ± 0.03	1.63 ± 0.14	1.61 ± 0.09	84 ± 4.7	91
19.10.21	0.40 ± 0.08	0.23 ± 0.04	0.63 ± 0.13	0.31 ± 0.01	1.75 ± 0.04	2.01 ± 0.33	80 ± 1.1	90
10.04.22	0.10 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.18 ± 0.02	0.09 ± 0.001	1.34 ± 0.06	1.97 ± 0.18	94 ± 2.4	91

Примечание: в таблице приведены среднее арифметическое ± стандартное отклонение значений. Жирным шрифтом выделены выборки, различия между которыми статистически значимы ($P < 0.05$).

выявлено не было. Соотношение хл/кар в мае-октябре и в апреле находилось в пределах от 1.61 до 2.17, при этом статистически значимые различия выявлены между значениями мая (максимум) и сентября (минимум). Доля хлорофиллов в светособирающем комплексе у исследуемого вида сфагнума составила от 69% до 94%, статистически значимых различий не обнаружено.

Взаимосвязь параметров пигментного комплекса и окружающей среды

С целью описания взаимодействия параметров пигментного комплекса мха *S. papillosum* и параметров окружающей среды в сезонной динамике на основании исследованных переменных был применен метод главных компонент с последующим определением физического смысла, выделенных факторов [22]. Результаты факторного анализа представлены в табл. 2, содержащей коэффициенты корреляции исходных переменных с полученными факторами.

Рассчитанные мера выборочной адекватности Кайзера-Мейера-Олкина (0.598) и критерий сферичности Бартлетта ($P \leq 0.05$) указывают на применимость факторного анализа к полученным данным. Кумулятивный процент, накопленный к третьему выделенному фактору, составил 95%, что говорит о состоятельности факторного решения [20].

ОБСУЖДЕНИЕ

Для мохообразных, в целом, характерны низкие концентрации фотосинтетических пигментов, по сравнению с сосудистыми растениями [8], а концентрация пигментов в сфагновых мхах в несколько раз ниже, чем у представителей

других семейств бриофитов [23, 9]. Полученные в ходе данного исследования значения концентрации хлорофиллов и каротиноидов попадают в диапазон, обозначенный в публикациях, касающихся пигментного комплекса сфагновых мхов, при этом величина стандартного отклонения при определении концентраций пигментов в тканях *S. papillosum* оказалась довольно высокой. Подобная вариабельность для мхов увлажненных местообитаний была отмечена и ранее [12, 23]. Мхи, растущие в условиях, в которых они могут испытывать водный дефицит, по-видимому, демонстрируют меньшую вариабельность концентраций пигментов фотосинтеза [27].

Низкая концентрация фотосинтетических пигментов у сфагновых мхов связана с небольшой долей живых клеток листьев, содержащих хлоропласты. Около 75% площади листа у сфагновых мхов составляют мертвые, с порами в клеточной стенке, не имеющие органеллы гиалиновые (водоносные) клетки. Гиалиновые клетки окружают хлорофиллоносные клетки и выполняют функцию резервуаров с водой, позволяющих живым клеткам осуществлять биохимические реакции. Стебель сфагновых мхов практически не участвует в проведении воды, но густо облиственные веточки, плотно прилегающие к стеблю и переплетающиеся веточками соседних побегов, благодаря крупным пористым гиалиновым клеткам, формируют капиллярную сеть, отвечающую за водный режим моховой дернины [24]. Благодаря капиллярному подъему влаги от торфяной залежи побеги *Sphagnum papillosum* способны переживать жаркие и сухие периоды лета, однако головки мхов, подверженные избыточной инсоляции и нагреву могут

быстро терять воду, находясь на открытом воздухе. В июле и августе 2021 г. на Иласском болотном массиве под действием высоких температур и в отсутствие атмосферных осадков произошло обгорание верхушечных веточек сфагнома, что, вероятно, привело к некоторому снижению содержания воды в живой части мха в летний период, а также к деструкции фотосинтетических пигментов, локализованных у сравнительно плотно растущих видов сфагновых мхов, по большей части, в головках побегов.

Состояние пигментного комплекса растений различных местообитаний варьирует в зависимости от освещения, влажности и температуры окружающей среды в разные сезоны года, при этом степень влияния этих факторов на физиологию мхов может изменяться в зависимости уровня стояния болотных вод [25]. Исследователи отмечают низкие концентрации хлорофиллов в середине лета у мохообразных, обитающих в обводненных условиях [3], что, в рамках исследования оказалось справедливым для *S. papillosum*. Гораздо более высокие концентрации пигментов были зарегистрированы в начале и в конце вегетационного сезона. В работе Зарубиной и Коновалова [10] авторы отмечали линейное снижение концентрации хлорофилла *a* у *S. magellanicum* (таксономически близкого *S. papillosum*) от июня к сентябрю. Однако исследование было проведено в сосняке кустарничково-сфагновом, а не на верховом болоте, и в вегетационный период, по температуре и количеству осадков близкий к среднегодовой норме [10].

Соотношение хлорофиллов *a/b* у мохообразных, согласно литературным источникам, составляет, обычно, 2–3, но может быть и больше [3]. Для *S. papillosum* в период проведения исследования соотношение хлорофиллов *a/b* составило 2, что соотносится с имеющимися данными для мохообразных [23]. Считается, что соотношения хлорофиллов *a/b* у растений хорошо освещенных открытых местообитаний обычно превышает 3 [2], в то время как для *S. papillosum* получены значения, считающиеся характерными для сосудистых растений, растущих в тени [26]. Доля хлорофилла в ССК в эксперименте всегда превышала 50%, что, относительно сосудистых растений, считают адаптацией к низкой освещенности, характерной для растений бореальной зоны [27]. Соотношение Хл/Кар, характерное для мохообразных, можно считать высоким (зачастую оно превышает 4), но в нашем эксперименте со *Sphagnum papillosum* соотношение Хл/Кар на протяжении всего исследования не превышало 2.17. Похожие значения соотношения Хл/Кар выявлены у мохообразных, населяющих горную тундру [28], что, в целом, можно связать

с высокой степенью инсоляции, как в горах, так и на открытом верховом болоте.

Начиная с осени и до ранней весны при наступлении заморозков клетки растений могут разрушаться из-за образования внутриклеточного льда. При контакте листьев сфагновых мхов, образованных одним слоем клеток, с внешним льдом происходит циторриз — вода быстро выходит из клеток, в результате чего клетка деформируется. У пойкилогидрических растений, в том числе и у сфагновых мхов, процесс циторриза и восстановление клеток после него происходит очень быстро [29]. В литературе показано, что клетки вида *Sphagnum magellanicum* способны переживать циторриз без повреждений при температуре выше -16.6°C [30]. По данным, полученным с автоматически замерявшего температуру поверхности болота логгера “Термохрон”, сфагновые мхи на Иласском болотном массиве в апреле находились при температуре -0.5°C , а значит, клетки исследуемого вида не были повреждены, несмотря на то, что побеги были извлечены из ледяной прослойки. Тем не менее под снегом, в зимнее время содержание фотосинтетических пигментов снижается до минимальных значений [31], сравнимых с июльским уровнем. В конце осени фотосинтезирующие части побегов сфагновых мхов оказываются под снегом и переживают зиму в практически неизменном состоянии, что позволяет провести определенную аналогию между этими мохообразными и зимне-зелеными травянистыми растениями: для сфагнов, как и для некоторых сосудистых растений, в конце зимы может быть характерен процесс окислительной деструкции фотосинтетических пигментов [32]. Кроме того, мохообразные, по-видимому, имеют определенные минимальные величины содержания пигментов, достигнутые мхом *S. papillosum* в июле и апреле, обеспечивающие функционирование организма в неблагоприятных условиях [8] и позволяющие в нужный момент быстро восстановить фотосинтетическую активность [33]. Исследований, позволяющих корректно сравнить зимние значения содержания пигментов и их соотношений, существует не так много. В работе Marschall и Proctor [34] общее содержание хлорофилла у *S. papillosum* составило, в среднем, 0.27 мг/г [33], что заметно больше полученного нами значения 0.18 мг/г. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов также оказалось очень высоким и составило 4.18 [34]. Стоит отметить, что отбор проб в указанном исследовании проводили на территории Великобритании, где средняя температура месяца отбора (января) составляет $+5.4^{\circ}\text{C}$, а значит, на болотах отсутствует мощный снежный покров и промерзающие мочажины. В работе Kuttim с соавт. [12], исследование проводили в Финляндии, в окрестностях г. Оулу.

Средняя температура воздуха в апреле в г. Оулу составляет 0.5°C, что сравнимо с показателями г. Архангельска. Kuttim с соавт. [12], показали, что концентрация хлорофилла *a* в головках *S. magellenicum* в апреле сравнима с значениями сентября и ниже значений ноября, что согласуется с полученными нами результатами. Вместе с тем, для других видов, изученных на болоте в Финляндии, таких как *S. angustifolium* (секция *Cuspidata*) и *S. fuscum* (секция *Acutifolia*) была выявлена несколько другая динамика содержания хлорофилла *a* за то же время [12].

Спектр функций фотосинтетических пигментов позволяет растениям с течением времени приспосабливаться к меняющимся условиям в ходе вегетации. Результаты факторного анализа (табл. 2, 3) отражают некоторые из таких приспособлений.

При анализе первого фактора (ГК 1) сразу обращает на себя внимание тот факт, что в его состав входит большое количество переменных, таких как концентрация каждого из фотосинтетических пигментов, УБВ, температура воздуха и естественная влажность мха. Таким образом, первый фактор показывает, что концентрация пигментов у сфагновых мхов – пойкилогидрических растений, для которых характерен C_3 -фотосинтез, связана с микроклиматическими условиями местообитания (гидро- и терморезим), поэтому фактор ГК 1 можно считать адаптацией сфагнов к гидротермическим условиям эдафотопы. Фактор ГК 2 включает в себя соотношение хлорофиллов *a/b* и долю хлорофилла в светособирающем комплексе, благодаря чему данный фактор можно назвать “Адаптация к сезонным условиям освещенности”. Такие переменные как соотношение Хл/Кар и количество осадков входят в состав фактора ГК 3, которому было дано наименование “Адаптация к режиму атмосферного увлажнения”. Переменные, вошедшие в состав факторов ГК 1 и ГК 2 и отражающие конкретный аспект сезонных изменений пигментного комплекса, были проанализированы отдельно с помощью кластерного анализа с дальнейшим построением дендрограмм (рис. 3 и 4).

Адаптация к сезонным условиям освещенности у *S. papillosum*, согласно полученным данным, связана с соотношением хлорофиллов *a/b* и долей хлорофилла в ССК. В ходе анализа данные были поделены на два кластера (рис. 3). В кластер А были объединены значения, полученные в августе-октябре и в апреле. Кластер В включил в себя значения мая-июля. Вероятно, разделение массива данных на две части связано с сезонным изменением продолжительности светового дня, а вместе с ним – количества поступающей солнечной радиации. В пользу данного предположения говорит наличие положительной кор-

Таблица 2. Значения факторных нагрузок выделенных главных компонент (ГК)

Переменные	ГК 1	ГК 2	ГК 3
Хлорофилл <i>a</i>	0.71		
Хлорофилл <i>b</i>	0.73		
Каротиноиды	0.82		
<i>a/b</i>		0.99	
Хл/Кар			0.82
ССК		–0.99	
УБВ	0.87		
Температура воздуха	–0.87		
Осадки			0.91
Содержание воды в побегах мха	0.68		

Примечание: в таблице приведены только статистически значимые коэффициенты корреляции переменных и выделенных главных компонент ($P \leq 0.05$).

Таблица 3. Интерпретация полученных факторов и их вклад в описание дисперсии рассматриваемых переменных

Фактор (ГК)	Описание	% дисперсии
ГК 1	Адаптация к гидротермическим условиям эдафотопы	36.9
ГК 2	Адаптация к сезонным условиям освещенности	30.4
ГК 3	Адаптация к режиму атмосферного увлажнения	27.2

реляции соотношения хлорофиллов *a/b* и отрицательной корреляции доли хлорофилла в ССК с длиной светового дня ($r_{a/b} = 0.69$, $r_{ССК} = -0.69$, $P \leq 0.05$). Известно, что при высокой интенсивности света при длительном фотопериоде содержание общего хлорофилла у растений снижается [2] (этот процесс можно было наблюдать с мая по июль, когда концентрации пигментов в тканях *S. papillosum* достигали своего минимума в середине лета). В первой половине вегетационного сезона сфагновые мхи на открытых верховых болотах в целом подвержены избыточной инсоляции, а в сухие годы – в еще большей степени, что приводит к замедлению метаболических процессов и даже к полному их прекращению [35]. При более высокой освещенности соотношение хлорофиллов *a/b* выше, а доля хлорофилла в ССК – ниже, что и наблюдается в первой половине вегетационного сезона [36]. Начиная с августа, со снижением интенсивности освещения и длины светового дня, соотношение хлорофиллов *a/b* снижается, а доля хлорофилла в ССК растет. Стоит отметить, однако,

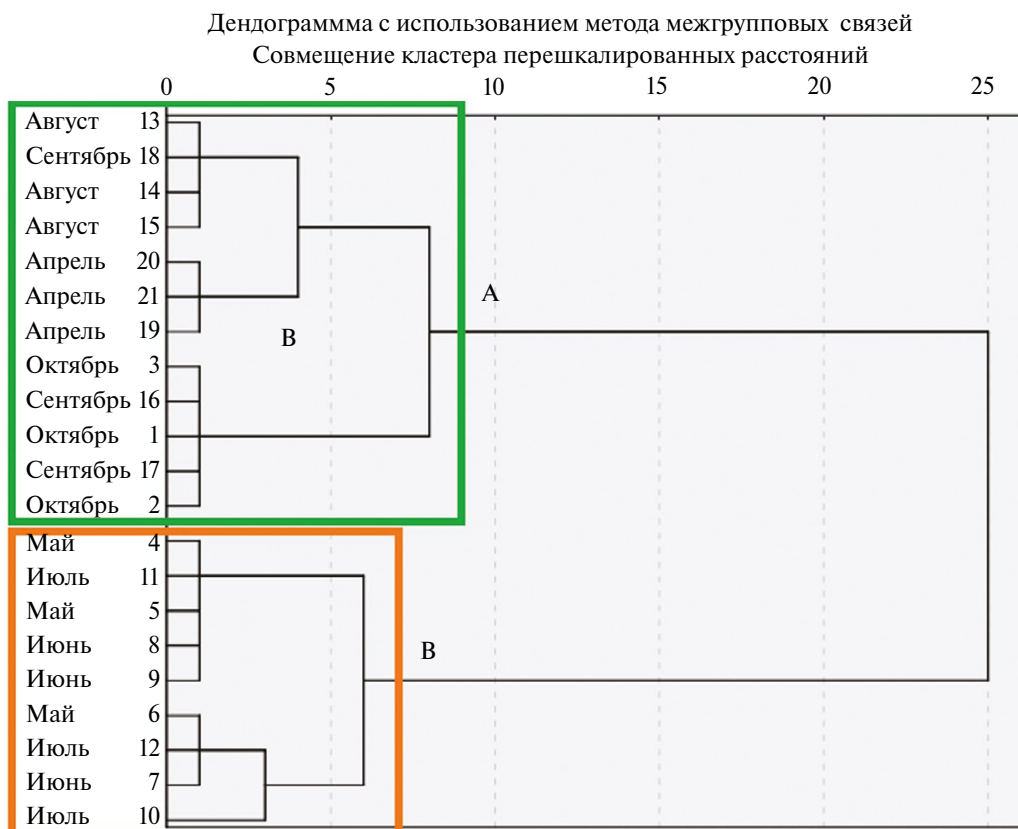


Рис. 3. Дендограмма сходства показателей адаптации мха к сезонным условиям освещенности (соотношение хлорофиллов a/b , доля хлорофилла в ССК) в сезонной динамике. А, В – выделенные кластеры.

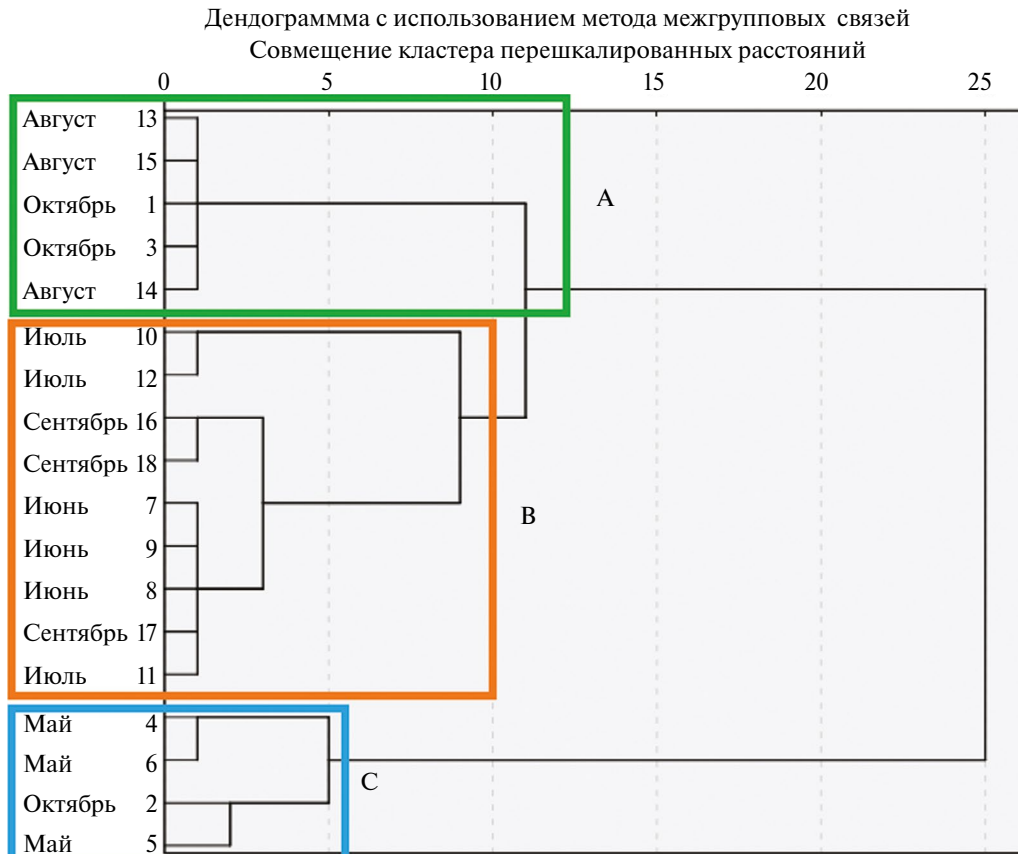


Рис. 4. Дендограмма сходства показателей адаптации мха к режиму атмосферного увлажнения (соотношение Хл/Кар, количество осадков). А, В, С – выделенные кластеры.

что существуют данные о большем количестве хлорофилла, ассоциированного со светособирающими комплексами и меньшем — с реакционными центрами у мохообразных по сравнению с сосудистыми растениями [2], поэтому расчет абсолютных значений доли хлорофилла в ССК по формуле, принятой для сосудистых растений, может быть неточным для мхов.

Фактор, описывающий адаптацию к режиму атмосферного увлажнения у *S. papillosum*, связан с соотношением Хл/Кар и количеством осадков (особенно в условиях летнего снижения УБВ), сезонные значения которых в ходе анализа были поделены на три кластера (рис. 4). Кластеры А и В соответствуют периодам с наибольшим количеством выпавших осадков, а оставшиеся месяцы — периодам с наименьшим количеством. В неблагоприятных условиях, таких как недостаток воды или высокие температуры, хлоропласты растений являются генераторами активных форм кислорода, приводящих к окислительному стрессу [3, 37]. В ответ на окислительный стресс мобилизуется антиоксидантная система растений, включающая в себя каротиноиды, что приводит к увеличению соотношения Хл/Кар [38, 39]. Осень и ранняя весна, напротив, характеризуются благоприятным для функционирования растений с C_3 -типом фотосинтеза сочетанием водного и температурного режимов, что способствует увеличению концентрации пигментов и снижению и снижению соотношения Хл/Кар [3].

В работе Kuttim с соавт. [12], в которой авторы рассматривают ростовые процессы и содержание хлорофилла у сфагновых мхов на верховых болотах в комплексе, обнаруживается положительная корреляция между концентрацией хлорофилла *a* и скоростью линейного прироста в целом для всех видов за весь период исследования. Однако при разделении выборки по видам статистически значимые корреляции были выявлены для двух видов из трех, а при разделении данных по сезонам корреляции отсутствовали полностью [12]. В случае со *S. papillosum*, опираясь на результаты приведенного выше исследования можно предположить, что периоды наиболее интенсивного роста у этого вида совпадают с периодами максимального накопления хлорофилла *a*, а в середине лета происходит замедление всех физиологических процессов, в том числе и ростовых.

Таким образом, показано, что в условиях севера бореальной зоны гидротермический режим и особенности высокоширотного фотопериода олиготрофных местообитаний определяют сезонную динамику и особенности адаптации гигрофитного мха *Sphagnum papillosum*. В слабо засушливых условиях вегетационного сезона

минимальные концентрации пигментов приходятся на жаркую и сухую середину лета. Максимальные концентрации пигментов характерны для весны и осени, вероятно, из-за более благоприятных водно-температурных условий вегетации мхов. Значения концентрации пигментов в период с устойчивым снежным покровом сравнимы с летним минимумом. Соотношение хлорофиллов *a/b* и доля хлорофилла в ССК связаны с адаптацией *S. papillosum* к условиям освещения, различающихся в первой и второй половине вегетационного сезона, вероятно, в связи с изменениями интенсивности инсоляции и длины светового дня. Данные о соотношении Хл/Кар и количестве выпавших осадков отражают адаптацию мха к условиям увлажнения, поскольку в условиях летнего понижения УБВ главным источником воды для болотных мхов являются атмосферные осадки. Полученные результаты, по-видимому, могут быть справедливы для других мхов секции *Sphagnum*, однако для характеристики пигментного комплекса мочажинных и ковровых сфагнов как экологической группы необходимо расширить список объектов, включив в него виды, входящие в другие секции семейства Sphagnaceae.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ (№ 23-24-10022).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая работа не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. С. 5.
<https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16>
2. Aro E.-M. A comparison of the chlorophyll-protein composition and chloroplast ultrastructure in two bryophytes and two higher plants // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 1982. V. 108. P. 97.
[https://doi.org/10.1016/S0044-328X\(82\)80060-3](https://doi.org/10.1016/S0044-328X(82)80060-3)
3. Glime J.M. Physiological ecology. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. 2017. Ebook sponsored by Michigan technological university and the international association of bryologists, free access: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
4. Бабешина Л., Келус Н., Котляр М. История применения сфагновых мхов в медицине // Врач. 2016. № 12. С. 31.
5. Gaudig G., Fengler F., Krebs M., Prager A., Schulz J., Wichmann S., Joosten H. Sphagnum farming in Ger-

- many – a review of progress // Mires and Peat. 2014. V. 13. P. 11.
6. Миронов В.Л. Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных топях Карелии // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79–82. С. 115. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10057>
7. Миронов В.Л., Кузнецов О.Л., Канцеров Л.В., Кутенков С.А., Игнашов П.А., Талбонен Е.Л., Васюта В.С., Свирида А.Н. Сравнение линейных приростов и первичной продукции сфагновых мхов, полученных с применением трех методов исследований (болотная система Койвуламбисуо, Южная Карелия) // Труды КарНЦ РАН. 2023. № 8. С. 48.
8. Shmakova N.Y., Markovskaya E.F. Photosynthetic pigments of plants and lichens inhabiting arctic tundra of West Spitsbergen // Russ. J. Plant Physiol. 2010. T. 57. P. 764. <https://doi.org/10.1134/S1021443710060038>
9. Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф. Фотосинтетические пигменты мхов на Западном Шпицбергене // Ботанический журнал. 2012. № 6. С. 791.
10. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Особенности сезонной динамики пигментов в листьях растений сосняка кустарничково-сфагнового // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2009. № 4. С. 24.
11. Селянина С.Б., Татаринцева В.Г., Зубов И.Н., Кутакова Н.А., Пономарева Т.И. Пигментный состав *Sphagnum fuscum* заболоченных территорий в условиях техногенного воздействия // Изв. Высш. Уч. Зав. Лесной журнал. 2020. № 6. С. 120. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-6-120-131>
12. Küttim M., Küttim L., Ilomets M., Laine A. Controls of *Sphagnum* growth and the role of winter // Ecol. Res. 2020. V. 35. P. 219. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12074>
13. Бабешина Л.Г., Дмитрук В.Н., Дмитрук С.Е. Экологические группы сфагновых мхов Томской области // Доклады ТУСУР. 2004. Т. 1. № 9. С. 61.
14. Pouliot R., Hugron S., Rochefort L. *Sphagnum* farming: A long-term study on producing peat moss biomass sustainably // Ecol. Engin. 2015. V. 74. P. 135. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.10.007>
15. Gaudig G. *Sphagnum* growth and its perspectives for *Sphagnum* farming. Inauguraldissertation zur erlangung des akademischen grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. at.). Stralsund: Universität Greifswald, 2019. 108 p.
16. Носкова М.Г. Полевой атлас-определитель сфагновых мхов таежной зоны Европейской России. Тула: Аквариус, 2016. 112 с.
17. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. Москва: КМК, 2003. 608 с.
18. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. V. 148. P. 350. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
19. Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Kalashnikova I.V., Ivanova L.A., Zolotareva N.V. Seasonal dynamics of the chlorophyll and carotenoid content in the leaves of steppe and forest plants on species and community level // Russ. J. Plant Physiol. 2020. V. 67. P. 453. <https://doi.org/10.1134/S1021443720030115>
20. Наследов А.Д. SPSS 15: профессиональный статистический анализ данных. СПб: Питер, 2008. 416 с.
21. Ионова Е.В., Лиховидова В.А., Лобунская И.А. Засуха и гидротермический коэффициент увлажнения как один из критериев оценки степени ее интенсивности (обзор литературы) // Зерновое хозяйство России. 2020. № 6. С. 18. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-66-6-18-22>
22. Михален С.Г., Воробьева Е.М., Судницына Д.Н., Борисов В.В. Использование многомерных методов анализа при изучении динамики биомассы планктонных сине-зеленых, диатомовых и зеленых водорослей в южной части Чудско-псковского озера // Труды КарНЦ РАН. 2022. № 6. С. 133. <https://doi.org/10.17076/lim1626>
23. McCall K.K., Martin C.E. Chlorophyll concentrations and photosynthesis in three forest understory mosses in northeastern Kansas // Bryologist. 1991. № 94. P. 25. <https://doi.org/10.2307/3243713>
24. Rice K.S., Aclander L., Hanson D.T. Do bryophyte shoot systems function like vascular plant leaves or canopies? Functional trait relationships in *Sphagnum* mosses (Sphagnaceae) // Am. J. Bot. 2008. V. 95. P. 1366. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800019>
25. Molchanov A.G. Gas exchange in *Sphagnum* mosses at different near-surface groundwater levels // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. P. 230. <https://doi.org/10.1134/S1067413615030066>
26. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural // Russ. J. Plant Physiol. 2013. V. 60. P. 812. <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>
27. Головки Т.К., Дымова О.В., Пыстина Н.В. Адаптогенез фотосинтетического аппарата теневыносливых растений // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2001. С. 77.
28. Шнак О.В. Эколого-физиологическая характеристика некоторых видов мхов в Хибинах. Дисс. ... канд. биол. наук. СПб: Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 2008. 96 с.
29. Buchner O., Neuner G. Freezing cytorrhysis and critical temperature thresholds for photosystem II in the peat moss *Sphagnum capillifolium* // Protoplasma. 2010. V. 243. P. 63. <https://doi.org/10.1007/s00709-009-0053-8>
30. Balagurova N., Drozdov S., Grabovik S. Cold and heat resistance of five species of *Sphagnum* // Ann. Bot. Fenn. 1996. V. 33. P. 33.
31. Melick D.R., Seppelt R.D. Seasonal investigations of soluble carbohydrates and pigment levels in antarctic

- bryophytes and lichens // Bryolog. 1994. V. 97. P. 13.
<https://doi.org/10.2307/3243343>
32. Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K. The role of pigment system of an evergreen dwarf shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to the climate of Central Yakutia // Russ. J. Plant Physiol. 2014. V. 61. P. 266.
<https://doi.org/10.7868/S001533031401014X>
 33. Suleiman A.A.A., Lewis D.H. Carbohydrate metabolism in the leafy liverwort, *Plagiochyla asplenioides* (L.) dum. var. *major* nees. // New Phytol. 1980. P. 45.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb00748.x>
 34. Marshall M., Proctor M.C.V. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids // Ann. Bot. 2004. P. 593.
<https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
 35. Грабовик С.И., Кузнецов О.Л. Рост и продуктивность сфагновых мхов на естественных и трансформированных болотах Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 4. С. 59.
<https://doi.org/10.17076/eco290>
 36. Dymova O.V., Golovko T.K. Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions // Russ. J. Plant Physiol. 2007. V. 54. P. 39.
<https://doi.org/10.1134/S1021443707010062>
 37. Kolupaev Y.E., Karpets Y.V., Kabashnikova L.F. Anti-oxidative system of plants: cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review) // Appl. Biochem. Microbiol. 2019. V. 55. P. 441.
<https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>
 38. Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф., Слемнев Н.Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81. № 4. С. 297.
<https://doi.org/10.31857/S0044459620040065>
 39. Хозеева Е.В., Зими́на Ю.А., Срослова Г.А. Окислительный стресс растений: химия, физиология, способы защиты // Природные системы и ресурсы. 2020. Т. 10. № 4.
<https://doi.org/10.15688/nsr.jvolsu.2020.4.4>